

Elektrische Sinnesorgane beim Zwergwels
Ictalurus nebulosus (*Amiurus nebulosus*)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Anton Roth

aus München

1969

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. h. c. H. AUTRUM

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. J. BECKER

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Juni 1969



Sonderdruck

aus der Zeitschrift f. vergl. Physiologie, Bd. 65, Heft 4, S. 368—388 (1969)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Elektrische Sinnesorgane beim Zwergwels *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*)

ANTON ROTH* **

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 5. August 1969

* Herrn Dr. T. Szabo danke ich für die Überlassung des Themas. Herrn Prof. Dr. H. Autrum möchte ich danken für das stete Interesse an dieser Arbeit und die großzügige Unterstützung bei ihrer Durchführung.

** Die Untersuchungen wurden z.T. mit Apparaten durchgeführt, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Prof. Dr. H. Autrum zur Verfügung gestellt hat.

Electroreceptors in the Catfish Ictalurus nebulosus (Amiurus nebulosus)

Summary. 1. Training experiments: a) When the catfish *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*) is moving, it can perceive an inhomogeneous d.c. field (current density $\leq 0.0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$, current density gradient $\leq 0.0003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ per mm) (Fig. 1b, Notebook entry 1).

b) The fish is also able to perceive the direction (polarity) of this field (Notebook 2, Fig. 4).

2. Recordings from afferent single fibers of the so-called *small pit organs* (Fig. 3a, 3b): a) The spontaneous frequency of nerve impulses is changed when the position of the fish is fixed and a similar but somewhat stronger field ($0.006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ or $0.003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ per mm) is moved at speeds of 10–15 cm/sec around the fish (Fig. 2, 6).

b) Impulse frequency is affected by both the polarity of the field and the latter's direction of movement. Thus, with a single polarity, field movement in one direction elicits a frequency increase and in the opposite direction a frequency decrease (Figs. 2, 6). Likewise, movement in a single direction with one polarity elicits an increase in frequency and with reversed polarity a decrease in frequency.

c) The greater the current density and the faster the movement, the greater the change in frequency.

d) The dependence of the reaction on the direction of current flow (see above) does not refer to any direction parallel to the plane of the fish's skin.

3. It follows that: a) The *small pit organs* respond to changes of current density per unit time, i.e., to current changes, to which they are exposed during relative motion between fish and field.

b) The organ responds only to the current which flows perpendicular to the surface of the skin, i.e., along the longitudinal axis of the ampullary canal of the *small pit organ* (see Fig. 7). Positive $\Delta I/\Delta t$ (see p. 382) results in a frequency drop and negative $\Delta I/\Delta t$ in a frequency rise. The value of $\Delta I/\Delta t$ determines the amplitude of the change in frequency.

c) Bodily movements of the fish suffice (at least at $0.006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ or $0.003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ per mm) to produce perceptible changes in field density.

d) The stimulus, $\pm \Delta I / \Delta t$, can be produced in an inhomogeneous electric field through movement of the fish in a straight line (between points of different current density) or by turning. In a homogeneous field only turning movements can produce $\pm \Delta I / \Delta t$. With turning movement, the sign and amplitude of the stimulus and its response depend on the angle of the ampullary canal to the direction (polarity) of the field (see Fig. 8). Orientation with regard to field direction is possible by changing this angle and comparing the amplitude of the responses.

4. The following points are discussed: a) The reasons for the assumption that the fish perceives the field even at training threshold by means of its *small pit organs* despite the fact that the threshold of the individual organ is ten times higher.

b) Whether the fish can perceive d.c. fields occurring in rivers (Fig. 9).

c) The possibility of a functional analogy between the *small pit organs* and the ampullary organs of the mormyrids.

Zusammenfassung. 1. Dressurversuche zeigen: a) Der Zwergwels *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*) kann ein inhomogenes Gleichstromfeld (Stromdichte $\leq 0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$, Stromdichtegradient $\leq 0,0003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ pro mm) wahrnehmen, wenn er sich darin bewegt (Abb. 1b, Protokollauszug 1).

b) Er kann auch die Richtung (Polarität) dieses Feldes wahrnehmen (Protokoll 2, Abb. 4).

2. Ableitungen von den afferenten Einzelfasern der sog. *small pit organs* (Abb. 3a, b) zeigen: a) Die spontane Impulsfrequenz ändert sich, wenn die Position des Fisches fixiert ist und ein ähnliches, aber etwas stärkeres Feld ($0,006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ bzw. $0,003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ pro mm) mit Geschwindigkeiten von 10–15 cm/sec um den Fisch bewegt wird (Abb. 2, 6).

b) Die Impulsfrequenz wird sowohl durch die Polarität des Feldes als auch durch dessen Bewegungsrichtung beeinflusst. So löst bei vorgegebener Polarität eine Feldbewegung in der einen Richtung Frequenzerhöhung, in der entgegengesetzten Richtung Frequerniedrigung aus (Abb. 2, 6); und eine Bewegung in vorgegebener Richtung löst bei der einen Polarität des Feldes Frequenzerhöhung und bei umgekehrter Polarität Frequerniedrigung aus.

c) Die Frequenzänderung ist um so größer, je größer die Stromdichte des Feldes ist und um so schneller es bewegt wird.

d) Die Abhängigkeit der Reaktionen von der Stromrichtung (s.o.) bezieht sich nicht auf Richtungen, die parallel zur Hautoberfläche liegen.

3. Daraus ergibt sich: a) Die *small pit organs* reagieren auf die zeitlichen Stromdichteänderungen und damit auf die Stromänderungen, denen sie bei der relativen Bewegung zwischen Fisch und Feld ausgesetzt sind.

b) Das Organ reagiert nur auf den Strom, der senkrecht zur Hautoberfläche, d.h. entlang der Längsachse des Ampullenkanals des *small pit organs* fließt (vgl. Abb. 7). Positives $\Delta I / \Delta t$ (Def. s. S. 382) löst Frequerniedrigung, negatives $\Delta I / \Delta t$ löst Frequenzerhöhung aus. Der Wert von $\Delta I / \Delta t$ bestimmt die Amplitude der jeweiligen Frequenzänderung.

c) Die Körperbewegungen des Fisches genügen (zumindest bei $0,006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ bzw. $0,003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ pro mm), um wahrnehmbare Stromdichteänderungen zu erzeugen.

d) Der Stimulus $\pm \Delta I / \Delta t$ kann in einem inhomogenen Feld durch geradlinige Bewegungen des Fisches (zwischen Orten unterschiedlicher Stromdichte) oder durch Drehbewegung des Fisches erzeugt werden. In einem homogenen Feld können nur Drehbewegungen den Reiz $\pm \Delta I / \Delta t$ erzeugen. Bei der Drehbewegung hängen Vorzeichen und Amplitude des Stimulus und seiner Antwort vom Winkel zwischen Ampullenkanal und Stromrichtung (Polarität) ab (vgl. Abb. 8). Die Orientierung

über die Feldrichtung ist durch Änderung dieses Winkels und Vergleich der Reizantworten möglich.

4. Es wird diskutiert: a) Warum angenommen wird, daß der Fisch das Feld auch noch bei der Dressurschwelle mittels seiner *small pit organs* wahrnimmt, obwohl die Schwelle des Einzelorgans 10fach höher liegt;

b) ob die in Flüssen auftretenden Gleichstromfelder (Abb. 9) wahrgenommen werden können;

c) ob eine funktionelle Analogie zwischen den *small pit organs* und den ampulären Organen der Mormyriden besteht.

A. Einleitung

Die in der Haut verstreut liegenden sogenannten *small pit organs* (Herrick, 1901; s. Abb. 3a, b) ermöglichen dem Zwergwels, schwache elektrische Ströme wahrzunehmen (Parker u. Van Heusen, 1917; Dijkgraaf, 1968). Bei allen bisherigen Untersuchungen, die am Zwergwels und z.T. an anderen Welsen ausgeführt wurden (Hatai et al., 1932; Lissmann u. Machin, 1963; Bauer, 1968), waren dem Fisch immer nur inkonstante Stromreize geboten worden, wie sie z.B. bei Anschalten eines den Fisch umgebenden Gleichstromfeldes auftreten.

Zwergwelse können aber auch ein konstantes Gleichstromfeld wahrnehmen [also ein Feld, das zu dem Zeitpunkt schon besteht, an dem der Fisch damit in Berührung kommt (Roth, 1968); Dressurversuche]. Der Frage, ob auch hierfür die *small pit organs* verantwortlich sind, wurde durch elektrophysiologische Untersuchungen des Hauptastes des Ramus lateralis nervi vagi nachgegangen. Unter den spontanaktiven Fasern dieses Nerven wurden 2 Typen hinsichtlich ihrer Reaktion auf elektrische Rechteckreize unterschieden: Typ II (von den Kanalorganen kommend) reagiert zwar auf Gleichstrom (tonische Reaktion), aber erst bei Intensitäten, die über den in den Dressuren verwendeten liegen; Typ I (von den *small pit organs* kommend, s.u.) reagiert nicht auf Gleichstrom, jedoch auf Änderungen eines Stromes (phasische Reaktion), dessen Intensität weit unter der Schwelle für Typ II liegt.

Die Vermutung lag nahe, daß die *small pit organs* auf diejenigen Stromdichteänderungen reagieren, denen sie bei Bewegung des Fisches im Gleichstromfeld ausgesetzt sind, und daß sich der Fisch auf diese Weise über das Feld informieren kann.

In der vorliegenden Arbeit sollte geprüft werden:

a) ob der Fisch ein Gleichstromfeld noch bei einer wesentlich geringeren Stromdichte erkennen kann, als sie zu den oben genannten Dressuren (Roth, 1968) notwendig war;

b) ob der Fisch die Stromrichtung dieses Feldes erkennt;

c) ob der Fisch tatsächlich durch die *small pit organs* auf die vermutete Weise über das Gleichstromfeld informiert werden kann.

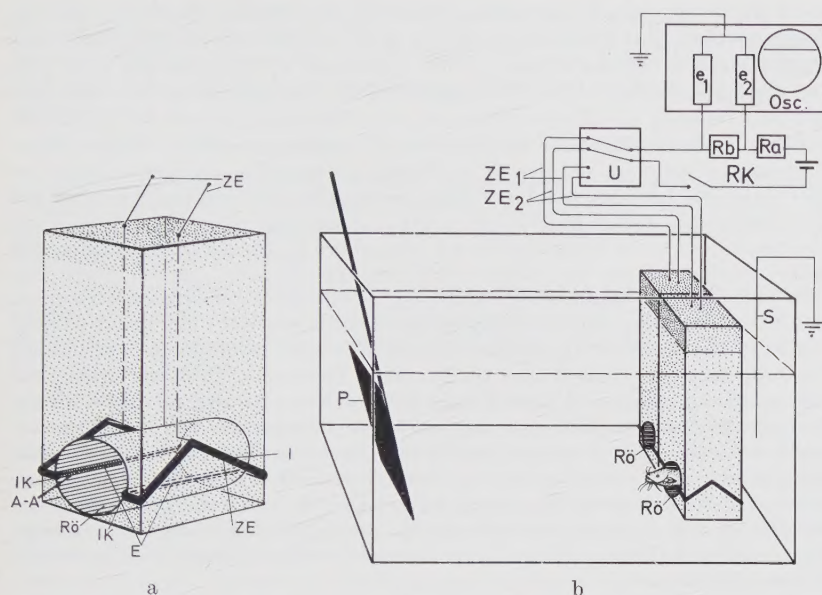


Abb. 1. a Ein bei Dressur verwendetes PVC-„Röhrchen“ (*Rö*). *ZE* Zuleitungen zu den Elektroden *E*. *I* Isolation. Weitere Beschreibung s. Text. b Schema des Versuchsaufbaus der Stromdressur (in der Phase, in der der Fisch von den beiden Röhrchen das stromlose zu wählen bzw. das stromdurchflossene zu meiden hatte). *ZE*₁, *ZE*₂ Zuleitungen zu den Elektroden *e*₁ und *e*₂ (Erklärung s. S. 372). *U* Umschalter, *P* PVC-Platte. Weitere Einzelheiten s. Text

B. Material und Methoden

I. Dressurversuche

Zu den Versuchen dienten vier ca. 5 cm lange Zwergwelse. Sie wurden darauf dressiert, ein lichtgeschütztes Versteck aufzusuchen und darin zu bleiben, wenn es frei war von einem elektrischen Feld, es aber gleich wieder zu verlassen, wenn es von einem elektrischen Feld durchsetzt war.

1. Versuchsanordnung

Als Versteckmöglichkeit diente die durchgehende Bohrung *Rö* (Länge 6 cm, $\varnothing$ 3 cm, im Folgenden Röhrchen genannt) in einem Block aus rotem PVC (Abb. 1a). Zwei Platindrähte ($\varnothing$ 0,1 mm, *E* in Abb. 1a) an der linken und rechten Seite der Röhrchenwand dienten als Elektroden; sie konnten mit einer Batterie oder (über eine Reizisoliereinheit) mit einem Generator verbunden werden (Abb. 1b). Der Generator lieferte Gleichstrom oder Gleichstimpulse. Um die Stromstärke trotz der Gegenpolarisation der Platinelektroden konstant zu halten, wurde in Serie zu diesen ein 10 M Ω -Widerstand (*Ra* in Abb. 1b) geschaltet. Über einem weiteren in Serie geschalteten Widerstand (1,5 k Ω , *Rb* in Abb. 1b) konnte die Intensität des Reizstroms und ihr zeitlicher Verlauf auf dem Oszillographen kontrolliert werden. Das Stromfeld änderte sich während der Zeit, in der es dem Fisch geboten wurde

(s.u.), nicht. Bei einer Gesamtstromstärke von $10\ \mu\text{A}$ flossen etwa $2\ \mu\text{A}$ über die Eingangswiderstände des Oszillographen (e_1 und e_2 in Abb. 1b), die Erde, die Silberdrahtelektrode S und das Wasser zur Platinelektrode E_2 und daher nur etwa $8\ \mu\text{A}$ von der Platinelektrode E_1 zur Platinelektrode E_2 . Das elektrische Feld erstreckte sich also zwischen der Platinelektrode E_1 , dem Silberdraht S und der Platinelektrode E_2 , und seine dichteste Stelle lag beim Übergang von E_2 in Wasser. Dieser Übergang — wie auch der von E_1 in Wasser — war über die ganze Länge der Elektroden hin homogen (da die scharfen Biegestellen des Drahtes zusammen mit den Zuleitungen isoliert waren: IK in Abb. 1a) und mit einem Agar-Agar-Wulst von mindestens 1 mm Dicke umhüllt ($A-A$ in Abb. 1a). Die dem Fisch zugängliche maximale Stromdichte des Feldes ist daher approximativ gegeben durch den Quotienten aus der Gesamtstromstärke und der Oberfläche eines konzentrisch um den Platindraht gelegenen Halbzylinders mit dem Radius von 1 mm und der Länge von 6 cm. Bei Berücksichtigung der Tatsache, daß mehr Strom in der horizontalen Richtung (kürzeste Verbindung zwischen den 2 Elektroden) fließt als entlang der Röhrchenwand, ergibt sich ein um 15% höherer Wert. Als der maximale Stromdichtegradient soll die Differenz zwischen dieser Stromdichte und derjenigen bezeichnet werden, die sich entsprechend für die Oberfläche eines zweiten ebensolchen Halbzylinders mit dem Radius von 2 mm berechnet. Diese Berechnungsweise ergibt, daß der Zahlenwert des Stromdichtegradienten jeweils die Hälfte des seiner Berechnung zugrunde gelegten Zahlenwertes der maximalen Stromdichte beträgt. Daher wird er im Folgenden nicht mehr eigens neben dem maximalen Stromdichtewert angegeben.

Für die Dressur auf die Stromrichtung wurde die Erdelektrode aus dem Aquarium entfernt; dann erstreckte sich das Feld nur zwischen den Platinelektroden E_1 und E_2 .

2. Dressurvorgang

a) *Vordressur ohne Strom.* Zu Beginn einer Dressur wurden dem Fisch zwei identische Röhrchen der oben beschriebenen Art nebeneinander in einem vollständig von weißem Papier umgebenen Vollglasaquarium ($42 \times 28 \times 28$ cm) geboten (in Abb. 1b ist die Papierumhüllung entfernt), ohne daß ihre Elektroden Strom führten. Der Fisch wurde daran gewöhnt, zwischen dem Röhrchenpaar und einem dritten, entfernten Versteck hin und her zu schwimmen: wurden ihm die Röhrchen durch Schwenken und Hochheben vorsichtig entzogen, so wurde gleichzeitig eine schwarze PVC-Platte P (Abmessungen: $10 \times 15 \times 1$ cm) in das Aquarium eingebracht und an die Wand des Aquariums gegenüber dem Röhrchenpaar gelehnt (Abb. 1b). Der Fisch suchte nun unter ihr Schutz vor dem Licht. Nach ca. 30–120 sec wurde die PVC-Platte wieder aus dem Aquarium entfernt; der Fisch suchte dann erneut das Röhrchenpaar auf.

b) *Dressur mit Strom.* Hatte der Fisch gelernt, dem dauernden Wechsel zu folgen, so wurde, während er sich hinter der PVC-Platte aufhielt, an die 2 Elektroden eines der beiden Röhrchen eine Spannung gelegt, die ein Stromfeld von $10\ \mu\text{A}$ Gesamtstromstärke bzw. eine maximale Stromdichte von $0,06\ \mu\text{A}/\text{mm}^2$ im Röhrchen lieferte. 15–25 sec später wurde die PVC-Platte entfernt, und der Fisch schwamm wieder zu dem Röhrchenpaar. Suchte er das stromdurchsetzte Röhrchen auf, so wurde er nach 2 sec mit einem stumpfen L-förmigen Messingstab ($\varnothing$ 6 mm) daraus vertrieben. Im Gegensatz zu früheren Versuchen (Roth, 1968) wurde ihm unmittelbar danach die PVC-Platte geboten, hinter der er sofort Schutz suchte. Hatte er hingegen das stromlose Röhrchen aufgesucht, so durfte er sich 15–50 sec lang darin aufhalten. Nach diesem Zeitraum wurde ihm das Röhrchen vorsichtig entzogen und gleichzeitig wieder die PVC-Platte geboten. Während er sich hinter der PVC-Platte

aufhielt, konnte der Strom auf das andere Röhrchen für den jeweils nächsten Versuch umgeschaltet werden. Dieser wurde nach weiteren 30—120 sec damit begonnen, daß dem Fisch wieder die PVC-Platte entzogen wurde. Der Fisch lernte schließlich, das jeweils stromdurchflossene Röhrchen innerhalb von 2 sec zu verlassen.

Diese früher allein angewandte Dressurmethode hatte 2 Nachteile:

1. Der Fisch konnte zufällig mehrfach hintereinander in das stromdurchflossene Röhrchen geraten und mußte dann jedesmal verjagt werden. Dies förderte die Tendenz, die Röhrchen überhaupt nicht mehr aufzusuchen bzw. auch das stromlose Röhrchen wieder zu verlassen.

2. Der Fisch konnte zufällig mehrfach hintereinander an das stromlose Röhrchen geraten und mußte dann jedesmal in Ruhe gelassen werden. In diesem Fall verstärkte sich die Tendenz, auch im stromdurchflossenen Röhrchen zu bleiben, wenn er es aufgesucht hatte.

Um diese Nachteile möglichst zu vermeiden, wurde, nachdem der Fisch über längere Folgen von Versuchen hinweg richtig auf Strom reagiert hatte, die Methode geändert: Ein Röhrchen wurde mit Watte verstopft, im anderen durfte der Fisch sich nach Entzug der PVC-Platte aufhalten, falls es nicht unter Strom stand („k.S.-Versuch“). Stand es hingegen unter Strom („S.-Versuch“), so hatte er es wieder zu verlassen. Die Umstellung auf diese Methode bereitete dem Fisch keine Schwierigkeiten. Die Folge von S.-Versuchen und k.S.-Versuchen ließ sich nun im voraus so festlegen, daß keine der beiden genannten Tendenzen beim Fisch überhand nehmen konnte. Es erwies sich als günstig, nie mehr als 2 S.-Versuche einerseits und 6 k.S.-Versuche andererseits direkt aufeinander folgen zu lassen.

Um die Schwelle der Stromdichte zu ermitteln, durfte die Intensität nur in kleinen Schritten gesenkt werden; andernfalls ging der Dressurerfolg verloren. Diese Dressurarbeit wurde in Serien von je 20—30 Versuchen eingeteilt; innerhalb einer Serie blieb die für die S.-Versuche verwendete Stromstärke konstant. Jede Serie endete mit einem Versuch ohne Strom (k.S.-Versuch) und der Fisch wurde dann für 5—30 min im Röhrchen in Ruhe gelassen. Die Abstufungen der Intensität mußten um so kleiner sein, je mehr sich diese dem Wert $0,1 \mu\text{A}$ näherte (von 10 über 8, 6, 4, 3, 2, 1,5, 1,2, 1,0, 0,8, 0,6, 0,5, 0,4, 0,3, 0,2 auf $0,1 \mu\text{A}$). Der Fisch reagierte gewöhnlich bei einer neuen Serie nicht gleich richtig, sondern meist erst nach 2—5 Versuchen (und entsprechender Bestrafung). Zusammen mit einer Hilfsperson wurden verschiedentlich Testserien vorgenommen. Sie dienten dem Nachweis, daß keine unbewußte Einflußnahme des Experimentators für die Reaktionen des Fisches verantwortlich war.

c) *Dressur auf Stromrichtung.* Dazu mußte der Fisch, der zuvor auf Vermeidung von elektrischen Feldern dressiert worden war, an ein Feld vorgegebener Polarität gewöhnt werden. Während er sich im Röhrchen aufhielt, wurde zu diesem Zweck an dessen Elektroden Spannung geringer Intensität gelegt und das Feld dann langsam ($1 \mu\text{A}/\text{min}$) von $10 \mu\text{A}$ Gesamtstromstärke erhöht. Dies löste keinerlei Reaktion beim Fisch aus.

Die Methodik sowohl der folgenden Dressuren als auch der Testserien entsprach derjenigen der oben beschriebenen Stromdressuren: Der Fisch durfte im Röhrchen bleiben, wenn die Polarität, bei der er an das Feld gewöhnt worden war („erlaubte Polarität“) eingestellt war und er wurde aus dem Röhrchen vertrieben, wenn die entgegengesetzte Polarität („verbotene Polarität“) eingestellt war. Es wurde darauf geachtet, daß der Fisch das Röhrchen immer nur von einer Seite her aufsuchte.

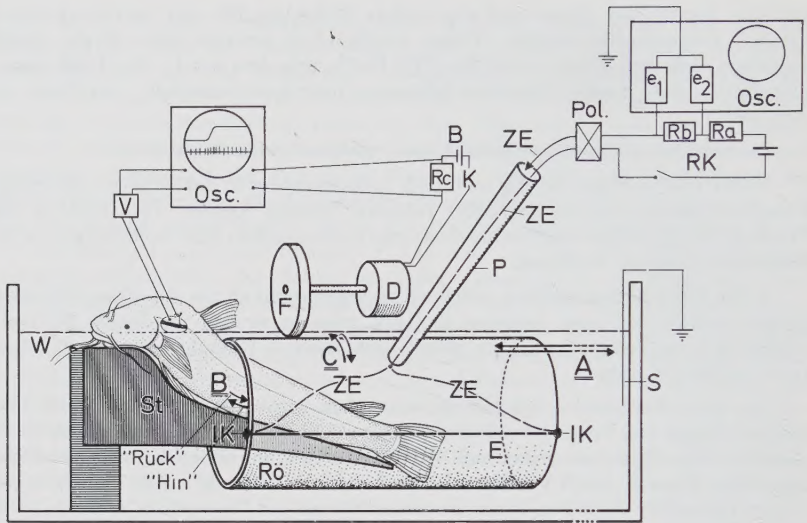


Abb. 2. Aufbau der Simulierversuche. *E* Platinelektrode entlang der Innenwand des Röhrchens (*Rö*). *ZE*, die Zuleitung, verläuft im Griff *P* des Röhrchens und dann innerhalb der Röhrchenwand. An den Stirnseiten des Röhrchens führt sie aus der Wand heraus und biegt in das Röhrchen hinein; die Biegestellen sind gegen Wasser isoliert (*IK*). Die zweite Elektrode verläuft analog an der gegenüberliegenden Seite des Röhrchens; sie ist nicht eingezeichnet. *A*, *B*, *C*: die 3 Bewegungsweisen (s. Pfeilrichtung), in denen *Rö* bewegt werden konnte. *St* Steg, *Pol* Umpoler, *F* Friktionsrad, *D* Drehpotentiometer, *B* Batterie, *Ra*, *Rb*, *e*₁ und *e*₂ s. Abb. 1b. Weitere Einzelheiten s. Text.

II. Nachahmung der Dressursituation (Bewegung des Fisches im Gleichstromfeld) und gleichzeitige Ableitung von afferenten Fasern der small pit organs („Simulierversuche“)

1. Ableitung

Zu diesem Zweck wurde der Hauptast des Ramus lateralis des Nervus vagus in Höhe der Schwimmblase präpariert (Abb. 2). Mit der Pinzette isolierte Einzel-fasern wurden durchtrennt und das distale Schnittende auf eine chlorierte Silberdrahtelektrode gelegt. Die Bezugselektrode lag an der Operationswunde. Über einen Vorverstärker (Tektronix 122) wurden die Impulse dem Oszillographen (Tektronix 502 A) zugeleitet und fotografiert.

2. Bewegung des Feldes

Es wurde ein Apparat entwickelt, der es erlaubte, ein konstantes elektrisches Feld um den Fisch herum zu bewegen, das dieselben geometrischen Eigenschaften besaß wie das im Dressurversuch gebotene Feld: in einem Plexiglasröhrchen (*Rö* in Abb. 2), das dieselben Abmessungen hatte wie das im Dressurversuch verwendete, waren auf prinzipiell dieselbe Weise wie dort 2 Platinelektroden (*E* in Abb. 2) verlegt. Der Reizstromkreis (*RK* in Abb. 2) war ebenfalls derselbe wie in den

Dressurversuchen. Das Röhrchen konnte in 3 verschiedenen Weisen (*A*, *B* und *C* in Abb. 2) um den Fisch hin und her bewegt werden. Bei keiner Bewegung konnten die Platinelektroden näher als 1 mm an die Fischhaut gebracht werden.

Bewegungsweise A (s. Abb. 2). Bewegung zum Fisch hin und vom Fisch weg. Das Röhrchen konnte aus 8,5 cm lichter Entfernung in $\frac{2}{3}$ —1 sec über die hintere Rumpfhälfte des Fisches geschoben (Hinbewegung) bzw. wieder in dieser Zeit in die Ausgangsstellung zurückgezogen werden (Rückbewegung). Das entspricht einer maximalen Bewegungsgeschwindigkeit von ca. 15 cm/sec.

Bewegungsweise B. Drehbewegung in der horizontalen Ebene um die senkrechte Hochachse des Röhrchens. Dabei beschrieben die seitlichen vorderen Kanten den längsten Weg (1,5 cm) und begrenzten die Bewegungsamplitude durch Anschlag an der rechten bzw. linken seitlichen Kante des Steges *S*. Die minimale Bewegungsdauer betrug 0,1 sec und somit die Bewegungsgeschwindigkeit der schnellsten Punkte des Röhrchens (seitliche vordere Kanten) 15 cm/sec.

Bewegungsweise C. Rollbewegung des Röhrchens um die Längsachse. Die Apparatur erlaubte eine maximale Drehung des Röhrchens um ca. $\frac{1}{5}$ seines Umfangs in ca. 0,2 sec. Das entspricht einer Drehgeschwindigkeit von etwa 10 cm/sec.

Jede dieser Bewegungen wurde durch die Friktionsräder *F* (Abb. 2) auf die Wellen von Drehpotentiometern *D* übertragen. Diese lagen in einem Stromkreis *K*, bestehend aus Batterie *B* und einem zusätzlichen Widerstand *Rc*. Die durch die Röhrchenbewegung bedingte (nicht linear abhängige) Änderung des Spannungsabfalls über *Rc* wurde auf dem Oszillographen registriert.

3. Durchführung der Versuche

Für die Simulierungsversuche wurden ca. 7 cm lange Fische verwendet. Sie wurden in einer wäßrigen Lösung von MS 222 (1 g/l; Fa. Sandoz KG, Basel) betäubt und anschließend durch Injektion von Flaxedil (0,2 mg in 0,2 ml H₂O; Fa. Boehringer Sohn, Ingelheim) in die Rückenmuskulatur gelähmt. Dann wurde der Fisch auf einem Steg *S* (s. Abb. 2) aus Balsaholz fixiert. Die Neigung der Stegobenseite und die Höhe des Wasserspiegels waren so gewählt, daß Rumpf, Schwanz und Röhrchen unter Wasser lagen, die Stelle hingegen, an der der Nerv freipräpariert wurde, über Wasser zu liegen kam (s. Abb. 2). War eine spontanaktive Einzelfaser isoliert, so wurde geprüft, ob sie von einem *small pit organ* kam. Das Kriterium war ihre hohe Stromempfindlichkeit und die Form der Reizantwort bei Rechteckreizen (s. Roth, 1968). Hierfür wurden 2 Silberdrahtelektroden verwendet, die an Stelle der Elektroden des Röhrchens an den Reizstromkreis angeschlossen wurden. Davon war eine vor dem Kopf des Fisches fixiert, die andere, bewegliche, wurde in die Nähe des Rumpfes gebracht. Stand fest, daß die Faser von einem *small pit organ* kam, so wurden statt der Silberdrahtelektroden die Elektroden des Röhrchens angeschlossen und dieses über die hintere Rumpfhälfte des Fisches geschoben; dann wurde das Röhrchen bewegt und die Bewegung gleichzeitig mit der Impulsfolge der Nervenfasern auf dem Oszillographen registriert.

C. Ergebnisse

I. Identifizierung der Elektrozeporen

Um die Organe zu identifizieren, von denen die elektrisch empfindlicheren Fasern (Typ I bei Roth, 1968) des Hauptastes des *Ramus lateralis nervi vagi* kommen, wurde der Wasserspiegel des Untersuchungsbeckens soweit gesenkt, daß möglichst der ganze Rücken des untersuchten Fisches (insgesamt 4 Versuchstiere, 15—25 cm lang) über Wasser lag. Es wurde darauf geachtet, daß die Fischhaut

nicht austrocknete. War eine Faser des elektrisch empfindlichen Typs isoliert (Methode und Reizstromkreis wie bei den Simulierungsversuchen, s. S. 374), so wurde mit der Spitze der beweglichen Reizelektrode diejenige Stelle auf der Fischhaut eingekreist, von der aus ein Rechteckpuls gegebener, geringer Intensität eine maximale Reizantwort auf der untersuchten Nervenfasern hervorrief. Solche Stellen wurden so aus der Fischhaut ausgeschnitten, daß sie in der Mitte von quadratischen, $0,6\text{--}2,2\text{ mm}^2$ (Durchschnitt: 1 mm^2) großen Hautstücke zu liegen kamen. Dabei zeigte es sich, daß die Stellen höchster Empfindlichkeit fast immer winzigen weißlichen Epidermispunkten zugeordnet waren.

17 Hautstücke wurden histologisch untersucht (Fixierung nach Helly, Färbung nach Mallory, Schnitte senkrecht zur Hautoberfläche, Schnittstärke $7\text{ }\mu$): 13 von ihnen enthielten je ein *small pit organ* (Abb. 3a, b). Von den restlichen 4 Hautstücken enthielten 3 je zwei und eines drei *small pit organs*.

Daher wurde geprüft, ob die *small pit organs* nicht so dicht nebeneinander auf der Haut liegen, daß schon statistisch auf eine Fläche von $0,6\text{--}2,2\text{ mm}^2$ zumindest ein Organ entfällt. Dazu wurden einem Fisch zwei 36 mm^2 große Hautstücke vom Rücken seitlich der „Fettflosse“ entnommen. An dieser Stelle waren bei anderen Fischen schon *small pit organs* lokalisiert worden. In beiden Hautstücken fanden sich nur jeweils ein Paar eng aneinander liegender und je ein einzelnes *small pit organ*. Bei gleichmäßiger Verteilung der Organe über die Haut hätten aber in jedem Hautstück 16–60 Organe liegen müssen, so daß die oben erwähnte Möglichkeit ausschied.

II. Dressurversuche

1. Dressur auf Strom

4 Zwergwelse wurden darauf dressiert, im Röhrchen zu bleiben, wenn es nicht von Strom durchflossen war, es aber zu meiden, wenn es vom elektrischen Feld durchsetzt war. Die Dressur ließ sich noch durchführen bei Feldern, deren maximale Dichte $0,0006\text{ }\mu\text{A/mm}^2$ betrug (s. Protokollauszug 1).

Ohne Strom: +
Mit Strom: - + + + + + - + + + + + - - - - -

Protokollauszug 1: Beispiel einer Stromdressur bei der Schwellenintensität max. Stromdichte $0,0006\text{ }\mu\text{A/mm}^2$; nur $1/3$ der vollständigen Serie ist wiedergegeben).

Die Reihenfolge, in der die Zeichen + und - in der oberen Zeile („ohne Strom“) und der unteren Zeile („mit Strom“) von links nach rechts aufgetragen sind, gibt die zeitliche Reihenfolge an, in der die Versuche durchgeführt wurden. + steht für richtige, - für falsche Reaktionen des Fisches. Bei den Versuchen ohne Strom (obere Zeile) bedeutet + also Bleiben im Röhrchen, - Wiederverlassen des Röhrchens, bei den Versuchen mit Strom (untere Zeile) ist es gerade umgekehrt. Der Ausschnitt beginnt also mit einem Versuch ohne Strom und wird fortgesetzt mit einem Versuch mit Strom, usw.

Ein ähnliches Verhältnis und eine ähnliche Verteilung von richtigen und falschen Reaktionen wie in Protokollauszug 1 wurde bei derselben Stromdichte auch bei den anderen 3 Fischen protokolliert. In allen

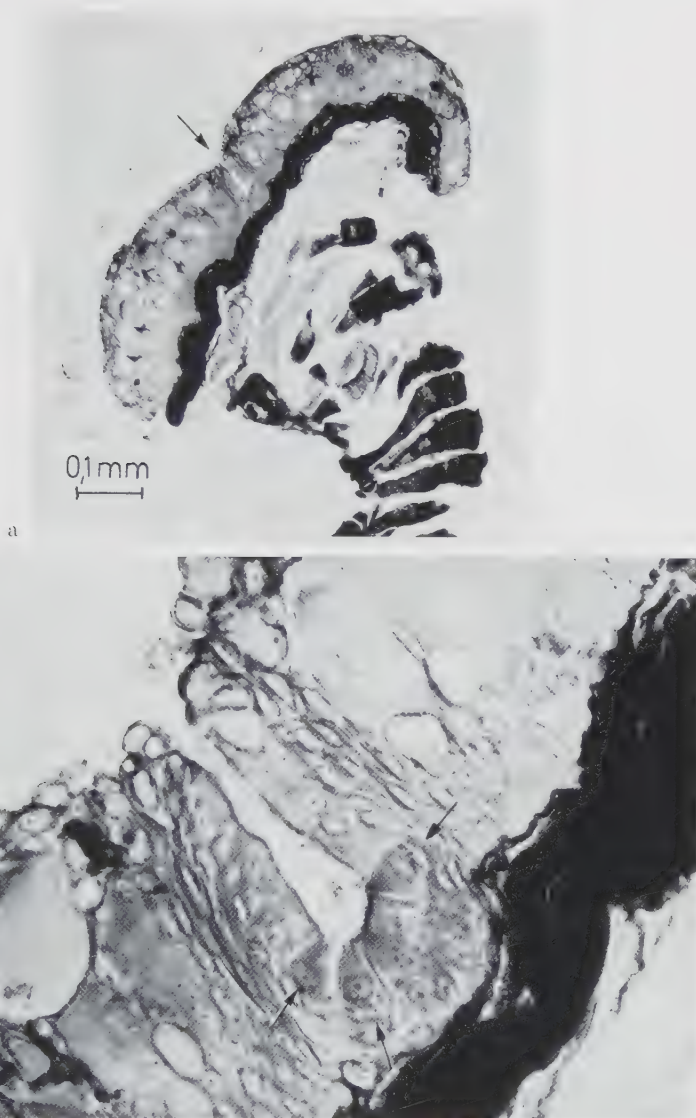


Abb. 3. a Querschnitt durch ein Hautstück, in dessen Zentrum ein Ort höchster Stromempfindlichkeit lokalisiert worden war. Pfeil: *small pit organ*. b Ausschnitt aus a; Sinneszellen des Organs mit großem Kern an der Basis der Ampulle erkennbar (s. Pfeile)

Fällen wurde dann wiederholt die Stromdichte von $0,0006$ auf $0,0003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ gesenkt. Bei keinem der 4 Fische konnte nach dieser Senkung trotz intensiver Dressurarbeit ein Erfolg erzielt werden; d.h. das Verhältnis



Abb. 4. Dressur auf Stromrichtung bei unregelmäßig und von der jeweiligen Polarität unabhängig wechselnden Stromdichten. Der Wechsel erfolgte zwischen den Versuchen, während jedes Versuchs blieb die Dichte konstant. Zeichenerklärung und Anordnung s. Protokollauszug 1

und die Verteilung von falschen und richtigen Reaktionen läßt nicht mehr die sichere Aussage zu, daß das Feld noch wahrgenommen wird.

2. Dressur auf Stromrichtung

Die zwei hierzu verwendeten Welse lernten sehr schnell, das Röhren bei der „erlaubten Polarität“ als Versteck zu wählen, bei der „verbotenen Polarität“ aber zu meiden. Um wieder die minimale Intensität zu ermitteln, bei der die Vermeidereaktion noch eindeutig auftrat, wurde dann die Intensität des Feldes stufenweise gesenkt, und zwar in denselben Schritten wie bei den Stromdressuren. Die einzelnen Stufen konnten aber hierbei viel schneller (d.h. nach einer geringeren Anzahl von Versuchen pro Serie) aufeinander folgen, als dies bei den Stromdressuren der Fall war. Diese Beobachtung wird auf S. 382 diskutiert. Der 1. Fisch schied nach einer bei $0,036 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ durchgeführten Serie wegen einer Verletzung aus. Beim 2. Fisch konnte die Dichte bis $0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ gesenkt werden, ohne daß die Vermeidereaktion auf die „verbotene Polarität“ verloren ging (Protokoll 2).

„Erlaubte Polarität“: ++ ++ --+ ++ +++++ ++ ++ + +
 „Verbotene Polarität“: - + + + - +

Protokoll 2: Beispiel einer Dressur auf Stromrichtung bei der Schwellenintensität ($0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$). Zeichenerklärung und Anordnung s. Protokollauszug 1.

Wie bei den Stromdressuren war hiermit die Dressurschwelle erreicht, d.h., das Protokoll der Reaktionen bei $0,0003 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ erlaubte keine Aussage darüber, ob der Fisch die Richtung eines Stromes dieser Dichte noch erkennt.

Abb. 4 zeigt, daß die Richtung eines Feldes auch unabhängig von dessen Intensität wahrgenommen werden kann. Vor dieser Serie war der Fisch stets nur mit langsam und stetig abnehmenden Intensitätssprüngen (bei der Dressur auf Strom und der Dressur auf Stromrichtung) konfrontiert worden (s. S. 373).

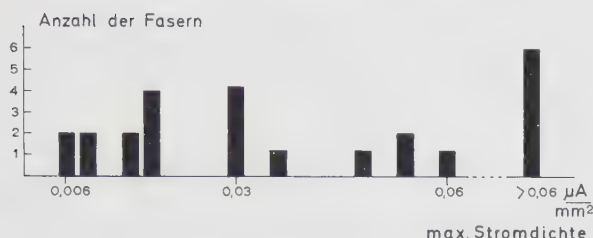


Abb. 5. Zur Bestimmung der durchschnittlichen Größenordnung der „Schwellen“-Stromdichte der *small pit organs*. Erklärung s. Text

III. Simulierungsversuche

1. Reizantwort der afferenten Fasern

Die afferenten Fasern der *small pit organs* reagierten bei eingeschaltetem Feld auf alle 3 Bewegungsarten (*A*, *B* und *C*, s. Abb. 2) mit einer Änderung der Impulsfrequenz. Bewegungen mit entgegengesetztem Vorzeichen („Hin“ — „Rück“) lösten entgegengesetzte Reaktionen (Frequenzerhöhung $\Rightarrow$ Frequenzerniedrigung) aus (s. Abb. 6). Wenn ein und dieselbe Bewegung einmal bei der einen Polarität, dann bei umgekehrter Polarität des Feldes ausgeführt wurde, so waren die Reizantworten ebenfalls entgegengesetzt. Die Reaktionen waren umso stärker, je schneller die Bewegungen ausgeführt wurden und je größer die Dichte des Feldes war.

2. Bestimmung der Schwellen-Stromdichte

Hierzu wurden die 3 Bewegungsarten immer etwa mit der höchsten möglichen Geschwindigkeit ($10 \leq v$ [cm/sec] ≤ 15 ; s. Methodik) ausgeführt: die dabei auftretenden Geschwindigkeitsdifferenzen (Abb. 6 A) können angesichts der Fragestellung vernachlässigt werden.

a) *Durchschnittliche Größenordnung*. Die oben beschriebenen Reaktionen konnten bei der Mehrzahl der 25 geprüften Fasern bereits bei einmaliger Reizung klar am Oszillographen erkannt werden, wenn die maximale Stromdichte des Feldes $0,006-0,06 \mu A/mm^2$ betrug (s. Abb. 5). Meist sprach dabei ein Organ auf eine der 3 Bewegungsarten bevorzugt an, d. h., es reagierte auf sie noch bei einer Dichte, bei der die anderen 2 Bewegungsarten keine Reaktion mehr hervorriefen.

Sowohl diese „Bevorzugung“ jeweils einer bestimmten Bewegungsart als auch die Empfindlichkeitsunterschiede zwischen den verschiedenen Organen (Abb. 5) können am einfachsten folgendermaßen erklärt werden: die Organe liegen an verschiedenen Stellen des inhomogenen Feldes; durch ein und dieselbe Bewegung wird an verschiedenen Stellen eine verschieden starke Stromdichteänderung pro Zeiteinheit auftreten; die Organe werden also verschieden stark gereizt; und umgekehrt werden verschiedene Bewegungen an ein und derselben Stelle (Organ) verschieden starke Reize ausüben (s. Diskussion).

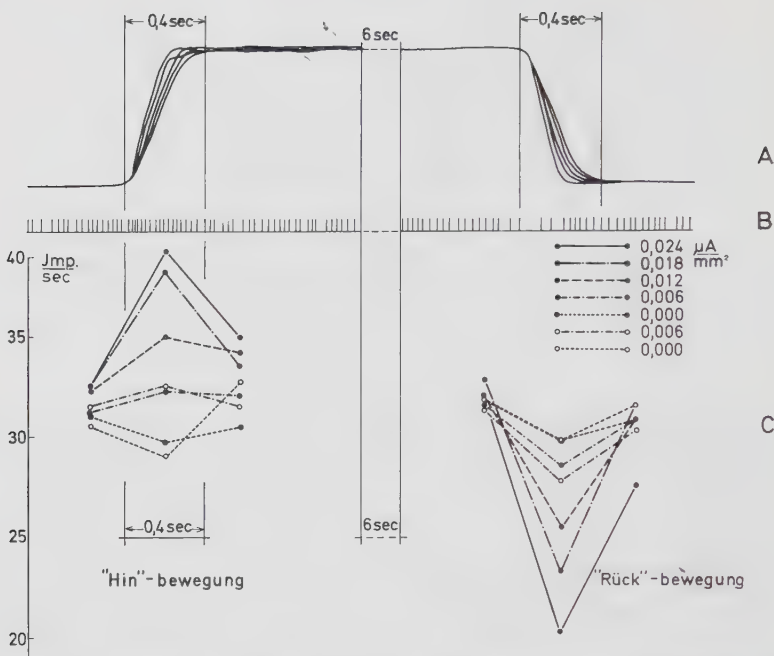


Abb. 6. A Superponierte Registrationsausschnitte von je 5 „Hin“-Bewegungen und „Rück“-Bewegungen der Bewegungsart B. B Reizantwort einer Faser auf Bewegung des Feldes bei der Stromdichte $0,018 \mu\text{A}/\text{mm}^2$. C Mittelwerte der Frequenzen desselben Organs (aus je 10 durch Wiederholung gewonnenen Einzelwerten) vor, während und nach der Bewegung. Einzelheiten s. Text

b) *Genauere Bestimmung bei einem durchschnittlich empfindlichen Organ.* Bei den in Abb. 5 angegebenen Stromdichtewerten ließ sich die Frequenzänderung schon bei einem einzigen Reiz erkennen. Bei niedrigeren Werten ist die entsprechend kleinere Frequenzänderung im Einzelfall nicht mehr von den Unregelmäßigkeiten der Spontanfrequenz zu unterscheiden; sie läßt sich jedoch bei wiederholter Reizung sichern, wie im Folgenden an einem Beispiel gezeigt wird.

Bei dem betreffenden Organ wurde eine Reaktion auf einen einmaligen Reiz noch bei $0,018 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ erkannt (Abb. 5, 6 B). Der Reiz bestand aus einer „Hin“- bzw. „Rück“-Bewegung der Bewegungsart B. Es wurde jeweils bei verschiedenen Intensitäten eine Serie mit 10 „Hin“- und den dazwischenliegenden „Rück“-Bewegungen durchgeführt, und zwar bei $0,024$, $0,018$, $0,012$, $0,006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ und zur Kontrolle ohne Strom, dann noch einmal bei $0,006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ und wieder ohne Strom. Die Bewegungen folgten einander in Abständen von je 6 sec. Die Spikeaktivität vor, während und nach jeder Bewegung wurde registriert (Abb. 6 B).

In Abb. 6C sind die entsprechenden, aus den 10 Wiederholungen gewonnenen Frequenzmittelwerte eingetragen (die Einzelfrequenzen waren ermittelt aus der Impulsanzahl in Zeiträumen von je 0,4 sec). Mit den beiden Serien ohne Strom wurde kontrolliert, ob noch eine andere, bei der Bewegung des Röhrchens auftretende Reizqualität für die Frequenzänderung eine Rolle spielte.

Bei Stromdichten $\geq 0,012 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ erreichen die Frequenzen nach der Bewegung nicht sofort wieder die Ausgangsfrequenz (Abb. 6C). Allerdings sind die Streuungen recht groß. 6 sec nach dem Reiz, also zu Beginn des folgenden Reizes, sind die Ausgangsfrequenzen wieder erreicht.

Die 2 Kontrollserien ohne Stromfluß zeigen, daß die Faser auf die Bewegungen auch ohne Stromfeld mit einer leichten Frequenzänderung reagierte, und zwar — im Gegensatz zu den von der Feldbewegung ausgelösten Reaktionen — mit einer Erniedrigung sowohl bei der „Hin“- als auch bei der „Rück“-Bewegung. Ein ähnliches Verhalten war bei etwa 20% der übrigen untersuchten Fasern so ausgeprägt, daß es bereits im einzelnen Versuch erkannt werden konnte. Die in Abb. 6C gezeigten Frequenzerhöhungen bzw. -erniedrigungen müssen also als Überlagerung des durch die Feldbewegung ausgelösten Effektes mit diesem anderen Effekt unbekannter Herkunft betrachtet werden.

Die Signifikanz der in Abb. 6C eingetragenen Frequenzdifferenzen wurde nach dem *t*-Test beurteilt. Bei der Hinbewegung wurden die Differenzen zwischen reizbedingter Frequenz und Ausgangsfrequenz geprüft; bei der Rückbewegung hingegen wurden die Differenzen zwischen der Frequenz während der Feldbewegung und der Frequenz während derselben Bewegung des feldfreien Röhrchens (Kontrollversuche) geprüft. Bei 0,024 und 0,018 $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ ist $P < 0,0002$ (sowohl bei der „Hin“- als auch bei der „Rück“-Bewegung). Bei 0,012 $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ ergibt sich ein Wert von $P = 0,0027$ für die „Hin“-Bewegung und $P = 0,0009$ für die „Rück“-Bewegung.

Bei 0,006 $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ läßt sich der Frequenzunterschied anhand von je 10 Wiederholungen nicht mehr sichern: für jede einzelne der insgesamt 4 Differenzen der „Hin“- und der „Rück“-Bewegung jeder der beiden Serien ergibt sich $0,04 < P < 0,3$.

Werden aber die jeweils 20 Werte der 2 Serien mit 0,006 $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ (und der 2 Kontrollserien der Rückbewegung) zusammengefaßt, so ergeben sich *P*-Werte von 0,0014 („Hin“-Bewegung) bzw. 0,018 („Rück“-Bewegung).

Unter den 25 untersuchten Organen befand sich eines, das bei der einen Polung des Feldes nur auf „Hin“-Bewegung, bei der anderen Polung nur auf „Rück“-Bewegung reagierte, und zwar in beiden Fällen mit Frequenzerniedrigung.

D. Diskussion

I. Funktionsweise der Elektrozepatoren und Sinnesleistung des Zwergwelses

Zwei Beobachtungen deuten darauf hin, daß dem Fisch sowohl das Vorhandensein eines elektrischen Feldes als auch die Richtung des Feldes durch dieselben Sinnesorgane gemeldet werden: 1. Die Dressur auf Strom und die auf Stromrichtung ergaben dieselbe „Schwelle“ ($0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$). 2. Hatte ein Fisch gelernt, auf Vorhandensein eines Feldes zu reagieren, so lernte er danach auch sehr schnell, auf die Richtung des Feldes zu reagieren: die Intensität konnte schneller gesenkt werden als bei der Stromdressur (s. S. 378).

Strom und Stromrichtung können durch die *small pit organs* wahrgenommen werden. Dies geht schon aus den früheren Versuchen mit Rechteckreizen verschiedener Polarität (Roth, 1968) hervor. Die Simuliersversuche bestätigen, daß die Stromdichteänderungen pro Zeiteinheit auch in der Dressursituation groß genug sind, um — in prinzipiell gleicher Weise wie die Rechteckreize — auf die *small pit organs* zu wirken.

Im Folgenden soll von positiver Änderung des Stromes gesprochen werden, wenn der von innen nach außen das Organ durchfließende Strom (s.u.) vergrößert oder der von außen nach innen fließende Strom verringert wird; von negativer Änderung soll im Fall der umgekehrt gerichteten Stromänderung gesprochen werden. Dabei kommt es ausschließlich auf die Änderung desjenigen Stromes an, der im Ampullenkanal des *small pit organs* parallel zur Längsachse fließt. Das ergibt sich aus der folgenden, bei den Lokalisationsversuchen (s. S. 376) gemachten Beobachtung: Die *small pit organs* konnten durch „Einkreisen“ mit der organnahen Reizelektrode auf der Haut lokalisiert werden, d.h. Stromfelder gleicher Dichte, die auf ein Organ von kreisförmig um den Organporus liegenden Punkten (Kontaktstellen Reizelektrode-Haut, s. Abb. 7) her einstreuten, riefen (beim An- oder Ausschalten) gleiche Reizantworten hervor.

Daß diese Punkte auf einem Kreis liegen, erklärt sich aus der Proportionalität zwischen dem Abstand der Reizelektrode vom Organ und der Stromdichte am Organ: der Abstand mußte gleich groß sein, um die Größe des Reizes konstant zu halten.

Der Strom dieser Felder kann entsprechend seiner Richtung in eine horizontale und in eine vertikale Komponente zerlegt werden. Die vertikale Komponente des Stromes, der durch das Organ fließt, verläuft senkrecht zur Hautoberfläche und damit parallel zur Längsachse der Ampulle und ist den von verschiedenen Seiten her einstreuenden Feldern gemeinsam: die horizontale Komponente verläuft parallel zur Hautoberfläche und ist im Gegensatz zur ersteren bis zu 180° unterschiedlich

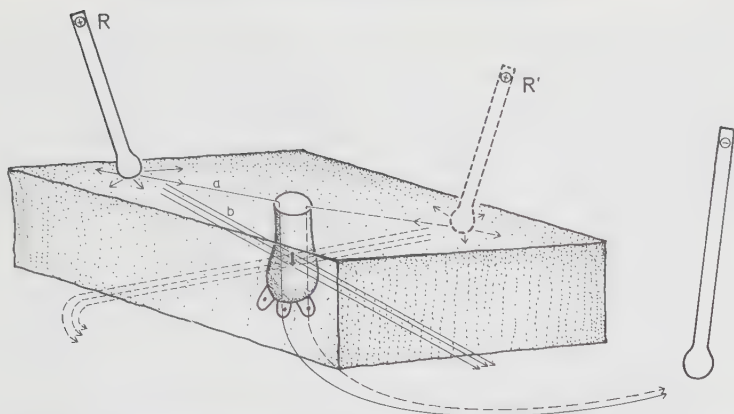


Abb. 7. Schema der lokalen Reizung eines *small pit organs*. Wenn der Abstand zwischen organnaher Reizelektrode (R oder R') und Organporus konstant ist, lösen gleiche Reize gleiche Reizantworten aus, unabhängig von der Lage der Reizelektrode. Zwei extreme Möglichkeiten sind denkbar: a) der Strom tritt in den Kanal nur durch den Porus ein; b) er durchsetzt gleichmäßig das ganze Organ; auch dann wird vom Organ nur die Richtung desjenigen Stromes I kodiert, der den Ampullenkanal in der Längsachse durchfließt (s. Pfeil in der Ampullenlängsachse)

(bei 2 Feldern, die von gegenüberliegenden Seiten eines Kreises her auf das Organ einstreuen, beträgt der Unterschied genau 180°). Da nun einerseits der Unterschied der Stromrichtung von 180° dem Unterschied zwischen umgekehrt gepolten Feldern entspricht und Felder umgekehrter Polarität Reaktionen umgekehrten Vorzeichens hervorrufen (vgl. Simulierversuche; s. u.), andererseits aber der Richtungswechsel um 180° in der Horizontalen das Vorzeichen der Reaktion nicht umgekehrt, kann nur die Richtung der vertikalen Komponente vorzeichenbestimmend sein. Das heißt, die Richtung (Polarität) allein desjenigen Stromes, der längs durch die Ampulle fließt, bestimmt das Vorzeichen der Reizantwort. Dabei bleibt offen, ob der Strom das Organ nach Möglichkeit a oder b in Abb. 7 durchsetzt oder in einer Kombination von beiden Möglichkeiten.

Die Versuche mit Rechteckreizen verschiedener Polarität zeigten: Auf positive Änderung des Stromes ($+\Delta I/\Delta t$, tritt auf bei Anschalten eines Pulses, bei dem die außen über dem Organ befindliche Reizelektrode negativ wird gegenüber der organfernen Elektrode und bei Abschalten eines umgekehrt gepolten Pulses) reagiert das Organ mit Frequenzerniedrigung¹; bei negativer Änderung (Abschalten des ersteren, Anschalten des letzteren Pulses, $-\Delta I/\Delta t$) reagiert das Organ mit Frequenzerhöhung.

1. Bei Roth (1968), S. 199, Zeile 27 und 31, muß es „positive“ heißen an Stelle von „negative“, in Zeile 28 und 42 „negative“ statt „positive“.

Orientierungsmöglichkeit im inhomogenen Feld. Schwimmt der Fisch zum Minuspol des Feldes hin, so ist ein Organ, das auf der diesem Pol zugewandten Seite liegt, dem Reiz $+ \Delta I / \Delta t$ ausgesetzt; das Organ wird mit Frequenzerniedrigung reagieren. Handelt es sich hingegen um den Pluspol des Feldes, so wird es mit Frequenzerhöhung reagieren: Der Fisch erhält unterschiedliche Information, je nachdem, ob er das Organ zum Pluspol oder zum Minuspol hinbewegt.

Orientierungsmöglichkeit im homogenen Feld. Aus den Versuchen mit Rechteckreizen ist eine 2. Orientierungsmöglichkeit ableitbar, die dem Fisch nicht nur im inhomogenen Feld, sondern auch im homogenen Feld zur Verfügung steht: Eine Umpolung des den Fisch umgebenden Feldes (Abb. 8A, a) entspricht bezüglich der Änderung der Stromrichtung einer Drehung des Fisches um 180° im konstant gehaltenen Feld (Abb. 8A, b). Die Änderung der Stromrichtung stellt in beiden Fällen für das Organ einen Sprung der Stromstärke um den Betrag $2 \times I$ dar ($+I \rightarrow 0 \rightarrow -I$ oder $-I \rightarrow 0 \rightarrow +I$).

Ist bei der Drehung um 180° der Reiz $\Delta I / \Delta t$ positiv (s. Def.), so muß er bei Weiterdrehen oder Rückdrehen in die Ausgangslage (entsprechend einer Rückpolung) negativ sein.

Während einer Drehbewegung um 360° muß also die Stärke des Stromes I , der den Kanal in seiner Längsachse durchfließt, zweimal durch 0 gehen; zwischen den Nullstellen muß jeweils ein Intensitätsmaximum liegen.

Im homogenen Feld kann die Stärke des Stromes I , der längs durch den Ampullenkanal fließt, nur vom Einfallswinkel der Stromlinien zur Kanallängsachse abhängen (Abb. 8C); die Abhängigkeit ist eine Sinusfunktion.

In den Nullstellungen laufen dann die Stromlinien parallel zur Oberfläche des Fisches; es fließt kein Strom in der Längsachse der Ampulle (Abb. 8C, Stellung 2 und 4). Diese Abhängigkeit kann durch Verzerrung der Feldlinien kompliziert werden; die Periodizität der Vorgänge bei einer Drehung wird jedoch dadurch nicht beeinflusst.

Ob beide oder nur eine der Orientierungsweisen (die durch geradlinige Bewegung ermöglichte oder die durch Drehung ermöglichte) vom Fisch im inhomogenen Feld der Dressur ausgenutzt wurden, bleibt offen. Man kann sie jedoch bezüglich ihrer „Informationskraft“ folgendermaßen vergleichen:

Während einer Drehung eines Organs um 180° an einem bestimmten Punkt eines Feldes tritt eine doppelt so große Stromänderung auf, wie bei der geradlinigen Bewegung des Organs von außerhalb des Feldes (entlang den stetig zunehmenden Dichtegradienten und mit parallel zu den Feldlinien ausgerichteter Längsachse) zu diesem Punkt hin. Dauern die Bewegungen gleich lang, so ist der durch die Drehung ausgelöste

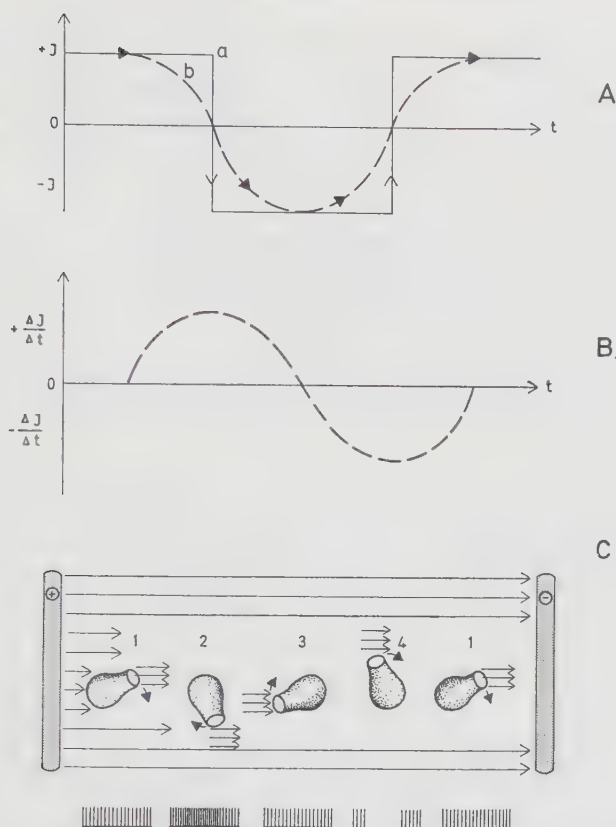


Abb. 8 A—C. Reiz und Reaktion des *small pit organs* im homogenen Feld. A Vergleich der Drehung eines Fisches um 360° mit der Um- und Rückpolung eines den Fisch umgebenden Feldes. *a* Änderung der Stromrichtung und der Stromstärke bei Umpolen und Rückpolen. *b* Dieselbe Änderung bei kontinuierlicher Umdrehung des homogenen Feldes um den Fisch (oder des Fisches im Feld). B Zeitlicher Verlauf der Stromdichteänderung (= Reiz) während der Drehung. C 4 Teildrehungen (s. Pfeile) eines *small pit organs* im Feld und das zugeordnete Frequenzverhalten der afferenten Faser

Reiz $\Delta I/\Delta t$ doppelt so groß wie der durch die geradlinige Bewegung ausgelöste Reiz.

II. Empfindlichkeit der Rezeptoren und Empfindlichkeit des Zwergwelses

Die Dressurversuche zeigen, daß der Fisch ein elektrisches Feld, dessen maximale Stromdichte $0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ beträgt, wahrnehmen kann. In den Simulierungsversuchen ließ sich die Reaktion der meisten *small pit organs* erst bei 10—100fach höheren Stromdichtewerten (Abb. 5, 6C) sichern.

Die große Streuung dieser Werte wurde auf die unterschiedlichen Stromdichteänderungen zurückgeführt, denen die an verschiedenen Stellen des Feldes und in verschiedenen Stellungen zur Feldrichtung liegenden Organe bei einer Bewegung dieses Feldes ausgesetzt sind. Im Dressurversuch müssen aber prinzipiell dieselben Verhältnisse herrschen: der Fisch kann sich nicht so bewegen, daß alle seine Organe gleichzeitig der maximal möglichen Stromänderung ausgesetzt sind.

Der freie Fisch bewegt sich jedoch z.T. erheblich schneller, als dies in den Simulierversuchen nachgeahmt werden konnte. So drehte er sich z. B. in der Regel (meist sofort nachdem er das Röhrchen aufgesucht hatte) in ca. $\frac{1}{3}$ sec um 180° und verließ dann das Röhrchen, wenn es stromdurchflossen war, bzw. blieb in dieser Stellung (etwa wie in Abb. 1b), wenn es stromlos war.

Es gibt weitere Gründe für die Annahme, daß der Fisch noch bei $0,0006 \mu\text{A}/\text{mm}^2$ mittels seiner *small pit organs* über das Feld informiert werden kann:

a) Der Fisch hat vermutlich einige 100 *small pit organs*; die Hauptmenge sitzt nach Herrik (1901) auf dem Kopf. Ein Teil von ihnen wird gleichzeitig in der gleichen Richtung bewegt und reagiert daher synchron und gleichartig (mit Frequenzerhöhung oder -erniedrigung). Diese, weil synchronen, Frequenzänderungen kann der Fisch von ähnlichen, aber asynchronen Änderungen der Spontanfrequenz unterscheiden. Wie wirksam die Synchronität zur Schwellensenkung ausgenutzt werden kann, demonstriert der Versuch, in dem ein Organ wiederholt gereizt wurde (Abb. 6): Die (der Mittelwertbildung zugrunde liegende) Superposition der 10 bzw. 20 Reizantworten entspricht der Synchronität der Reizantworten von 10 bzw. 20 Organen im Dressurversuch.

b) Bei den Simulierversuchen wurde die vom Reiz ausgelöste Frequenz eines Organs mit der Spontanfrequenz verglichen. Der Fisch kann aber mehr: er bewegt sich schlängelnd hin und her und kann daher die Frequenzänderung eines Organs vergleichen:

1. mit der vorausgehenden oder nachfolgenden gegenläufigen Frequenzänderung desselben Organs;

2. mit der gleichzeitigen gegenläufigen Änderung eines anderen Organs (das sich z. B. zur anderen Körperseite hin öffnet und dieselbe Bewegung mitmacht).

III. Biologische Bedeutung

Die Frage nach der biologischen Bedeutung der besprochenen Fähigkeiten des Zwergwelses bleibt offen. Von Krajew (1957) wurden in Flüssen Gleichstromfelder gemessen, deren Verlauf quer zur Flußrichtung (Querprofil) an den Ufern starke Sprünge aufweist (Abb. 9). Geht man von einem Spannungsgradienten von beispielsweise $30 \text{ mV}/\text{m}$ aus (vgl. Abb. 9) und legt einen spez. Widerstand des Wassers von $20\text{--}100 \Omega \times \text{m}$ (gültig für normale Grundwässer) zugrunde, so ergibt eine Umrechnung

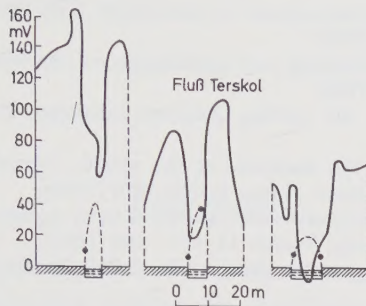


Abb. 9.3 Potentialverläufe (durchgezogene Linien) quer zur Richtung eines Flusses (Uferbereiche schräg schraffiert, Flußquerschnitt waagrecht gestrichelt); von Krajew (1957) gezeigt am Beispiel des Flusses Terskol im Gebirgsgebiet des Elbrus

50—250% der Stromdichte, die der dressierte Fisch noch wahrnehmen kann. Die Felder sind homogen im Vergleich zu dem bei den Dressuren verwendeten Feld. Entsprechend den obigen Ausführungen ist jedoch dem Fisch eine Orientierung über Dichte und Richtung auch eines homogenen Feldes möglich.

IV. Funktionelle Analogie zwischen den Elektrozeporen des Zwergwelses und Elektrozeporen (ampullärer Typ) der Mormyriden

Von den 3 Typen von Elektrozeporen der Mormyriden (Szabo, 1965; Bennett, 1965) reagieren 2 (Mormyromasten, Knollenorgane) auf die Entladung des elektrischen Organs (Szabo u. Fessard, 1965; Szabo u. Hagiwara, 1967; Roth u. Szabo, in Präp.). Der dritte Organtyp (ampulläres Organ), der dem *small pit organ* anatomisch sehr ähnlich ist (Dijkgraaf, 1963; Mullinger, 1964), reagiert in der Regel nicht auf die Entladung (Szabo, mündl. Mitt.); seine Funktion kann daher nicht wie die der beiden anderen Typen im Sinne der bisher bekannten Elektrozepreption (Lissmann, 1958; Lissmann u. Machin, 1958; Machin u. Lissmann, 1960) interpretiert werden. Gleichzeitig ist auch das auf der afferenten Faser der ampullären Organe von Rechteckreizen ausgelöste Impulsmuster (Roth u. Szabo, in Präp.) dem der *small pit organs* ähnlicher als denen der beiden anderen Typen. Es ist wahrscheinlich, daß diese Organe in derselben Weise wie die *small pit organs* zur Perzeption von konstanten Stromfeldern und deren Richtung dienen können.

Literatur

- Bauer, R.: Untersuchungen zur Entladungstätigkeit und zum Beutefangverhalten des Zitterwelses *Malapterurus electricus* Gmelin 1789 (Siluroidea Malapteruridae Lacep. 1803). Z. vergl. Physiol. 59, 371—402 (1968).

- Bennett, M. V. L.: Elektroreceptors in mormyrids. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **30**, 245—262 (1965).
- Dijkgraaf, S.: The functioning and significance on the lateral line organs. Biol. Rev. **38**, 187—188 (1963).
- Electoreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. Experientia (Basel) **24**, 187—188 (1968).
- Hatai, S., Norubu, A.: The responses of the catfish, *Parasilurus asotus*, to earthquakes. Proc. Imp. Acad. Japan. **8**, 375—378 (1932).
- Herrick, C. J.: The cranial nerves and cutaneous sense organs in the North American siluroid fishes. J. comp. Neurol. **11**, 177—249 (1901).
- Krajew, A. P.: Grundlagen der Geoelektrik, S. 210. Berlin: VEB Verlag Technik 1957.
- Lissmann, H. W.: On the function and evolution of electric organs in fish. J. exp. Biol. **35**, 156—191 (1958).
- Machin, K. E.: The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. J. exp. Biol. **35**, 451—486 (1958).
- — Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). Nature (Lond.) **199**, 88—89 (1963).
- Machin, K. E., Lissmann, H. W.: The mode of operation of the electric receptors in *Gymnarchus niloticus*. J. exp. Biol. **37**, 801—811 (1960).
- Mullinger, A. M.: The fine structure of ampullary electric receptors in *Amiurus*. Proc. roy. Soc. B **160**, 345—359 (1964).
- Parker, G. H., Heusen, A. P. van: The responses of the catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic rods. Amer. J. Physiol. **44**, 405—420 (1917).
- Roth, A.: Electoreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. Z. vergl. Physiol. **61**, 196—202 (1968).
- Szabo, T.: Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the gymnotidae, mormyridae and gymnarchidae. J. Morph. **117**, 229—250 (1965).
- Fessard, A.: Le fonctionnement des électrorecepteurs étudié chez les Mormyres. J. Physiol. (Paris) **57**, 343—360 (1965).
- Hagiwara, S.: A latency-change mechanism involved in sensory coding of electric fish (Mormyrids). Physiol. Behav. **2**, 331—335 (1967).

Anton Roth
 Zoologisches Institut
 der Universität München
 8 München 2
 Luisenstraße 14

Lebenslauf

Am 14. 4. 1940 wurde ich, ANTON WILHELM ROTH, als Sohn des Försters ANTON ROTH und seiner Ehefrau Dr. EVA ROTH, geb. WOLTERECK, in Traunstein geboren.

Schul Ausbildung:

Volksschule von 1946—1951.

Oberrealschule von 1951—1961.

Abitur im Sommer 1961 in Traunstein (Obb.).

Hochschulausbildung und wissenschaftliche Tätigkeit:

Im WS 1961 begann ich an der Universität München das Studium der Fächer Zoologie, Botanik, Physik und Chemie. In den Semesterferien lernte ich wissenschaftliches Arbeiten am Max-Planck-Institut für Psychiatrie, München, am Institut für Organische Chemie der Universität München und wiederholt am Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung in Seewiesen kennen. Im Frühjahr 1966 verhalf mir Prof. Dr. H. AUTRUM zu der Gelegenheit, mich bei Dr. T. SZABO, Maître de Recherche, am Institut Marey und am College de France, Paris, in den Problemkreis der Elektrorezeption einzuarbeiten. Im Frühjahr 1967 kehrte ich nach München zurück und begann mit der vorliegenden Doktorarbeit. Mein Studium finanzierte ich mit Hilfe meiner Eltern, des Stipendiums nach dem Honnefer Modell und durch ein Hilfsassistentengehalt. Seit 1968 bin ich verheiratet.

